

GERMINATION ET DÉVELOPPEMENT DES PLANTULES DES HYDROSTACHYACÉES

par
J. KOEHLIN

Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences, Tananarive.

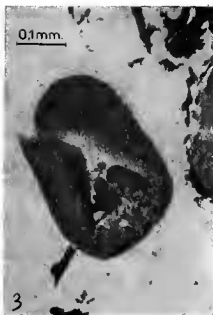
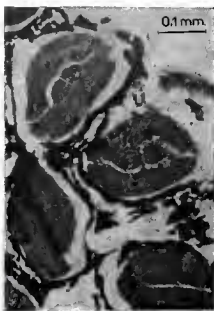
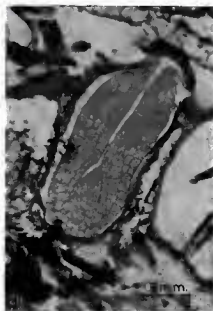
Le genre *Hydrostachys* est représenté à Madagascar par une vingtaine d'espèces ou de variétés endémiques. Ce sont toutes des plantes aquatiques annuelles, fixées sur les rochers grâce à un rhizome discoïde muni de nombreuses racines qui adhèrent fortement au substrat. Cette disposition permet à ces plantes de vivre dans les eaux torrentielles, d'où le nom général que leur donnent les malgaches : « Tsilvondriana » : que les eaux torrentielles ne détruisent pas¹.

Les *Hydrostachys* sont acaules, les feuilles naissant toutes à partir d'un bourgeon situé sur la face supérieure du rhizome. Elles sont plus ou moins grandes, souvent finement pennées et divisées et couvertes d'émergences de forme variable, avec une allure générale de fronde de fougère. Les *Hydrostachys* sont normalement immergés et, comme chez les Podostémonacées, les inflorescences, sous forme d'épis allongés, se développent rapidement lorsque la plante émerge à la suite de la baisse des eaux. Les inflorescences apparaissent comme les feuilles, qu'elles remplacent, à la face supérieure du rhizome. La structure de ces plantes a été fort bien analysé par RAUH et JÄGER-ZÜRN (1966). La plante meurt après fructification, mais les axes d'inflorescences, dont les tissus sont fortement sclérifiés, persistent assez longtemps sur le rhizome. Celui-ci, en effet, porte de nombreuses racines qui adhèrent fortement à la roche et assurent une fixation efficace de la plante. D'après PERRIER DE LA BATHIE (1929, 1952) les graines mûres, qui sont minuscules (de l'ordre de 0,5 mm de long) sont entraînées par le courant et par le vent. Elles germent en se « développant en un petit disque adhésif et flottant que les courants dispersent sur les roches d'aval ».

On trouve effectivement dans le lit de nombreuses rivières de nombreuses plantules fixées sur les rochers par un petit rhizome discoïde ayant émis quelques racines.

Notre attention a été attirée, dans le lit de la rivière Hazofotsy (sur

1. Cette orthographe, donnée par DANBOUAI (1909), est meilleure que l'appellation « Tsilandriana » proposée par PERRIER DE LA BATHIE dans la Flore de Madagascar.



Pl. 1. — 1, graine, coupe longitudinale; 2, graines en coupe transversale montrant les deux cotylédons entourant les deux ébauches foliaires; 3, coupe longitudinale montrant les deux ébauches foliaires; 4, graines en cours de germination à l'intérieur du fruit.

le plateau de l'Ilorombé, dans le Centre-Sud de Madagascar), par de vieilles inflorescences d'*Hydrostachys* plus ou moins immergées par la remontée des eaux après la période d'étiage, et couvertes d'organes chlorophylliens allongés. Il s'agissait en fait de plantules appartenant à cette espèce. Elles s'étaient développées *in situ*, à partir de graines ayant germé dans le fruit. Nous avons pu observer ces germinations et les premiers stades du développement des plantules. Il s'agit d'*H. plumosa* A. Juss. ex Tul.

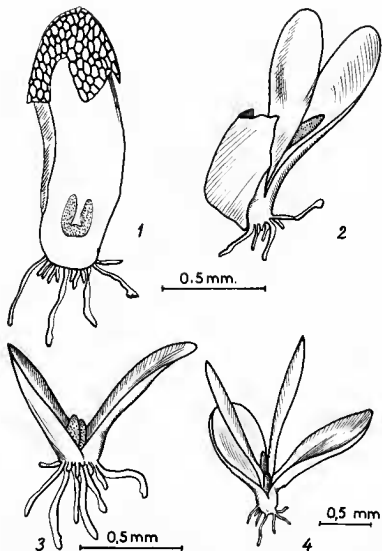
Cette espèce vit là en association avec *Aponogeton fenestralis* Hook. f. et *Hydrostachys Hildebrandtii* Engl.

STRUCTURE DES GRAINES ET GERMINATION

Les graines, nombreuses, sont très petites, entre 1/3 et 1/2 mm de long et deux fois moins larges environ. L'albumen a disparu et l'enveloppe séminale est entièrement remplie par un embryon de structure rudimentaire. Il comporte deux cotylédons, occupant les 2/3 de la longueur de la graine environ, formés chacun de 3 à 4 couches de cellules toutes à peu près semblables. L'hypocotyle est court, arrondi et ne comporte aucune ébauche de radicule. Là aussi, les cellules ont toutes le même aspect. Entre les cotylédons se trouvent deux ébauches foliaires situés côte à côte, et formées de cellules plus petites renfermant des noyaux aussi gros ou plus gros que ceux des autres cellules de l'embryon. L'examen de nombreuses coupes ne nous a pas permis de mettre en évidence la moindre ébauche de vascularisation (Pl. 1, fig. 1, 2, 3).

Nous avons également recherché en vain, tant sur les graines que sur les jeunes plantules, la « tache foncée » signalée par WARMING (1891) et décrite à nouveau par SCHNELL et CUSSET (1963) à l'extrémité basale des plantules de certaines Podostémonacées. Chez *H. plumosa*, en effet, comme nous l'avons signalé, les cellules de l'hypocotyle sont toutes semblables, tant par la taille que par l'aspect du cytoplasme et du noyau. L'absence de cette tache foncée s'explique peut-être par les récents travaux de RAUH et JÄGER-ZÜRN (1966) sur le développement embryonnaire des Hydrostachyacées. SCHNELL et CUSSET pensent, entre autres hypothèses, que cette tache pourrait constituer un vestige du suspenseur décrit dans l'embryon des Podostémonacées (MAGNUS, 1913). Or, les travaux cités plus haut font apparaître certaines différences entre les structures embryonnaires des deux familles : en particulier absence d'« haustorium suspenseur » chez les Hydrostachyacées. Des études comparatives plus poussées seraient nécessaires pour trancher cette question.

Les premiers stades de la germination sont très semblables à ceux observés par SCHNELL et CUSSET chez les Podostémonacées de Guyane. Ces premiers stades sont en effet caractérisés par le développement très précoce de « rhizoïdes » sur l'hypocotyle et par l'absence de toute racine principale. De tels faits ont déjà été, sinon décrits, du moins sous-entendus par WARMING (1891) qui ne distingue pas, dans la première édition des



Pl. 2. — Germination des graines : 1 et 2, jeunes plantules avec reste du tégument séminal; 3 et 4, développement des rhizoïdes et des premières feuilles.

« Pflanzenfamilien » les 2 familles, Podostémonacées et Hydrostachyacées, et décrivait, pour la famille des Podostémonacées, sensu-lato, une germination de ce type. Chez *H. plumosa*, la germination peut avoir lieu dans le fruit, qui reste attaché à la plante-mère (Pl. 1, fig. 4). On constate en premier lieu un allongement des cotylédons, ce qui provoque la rupture

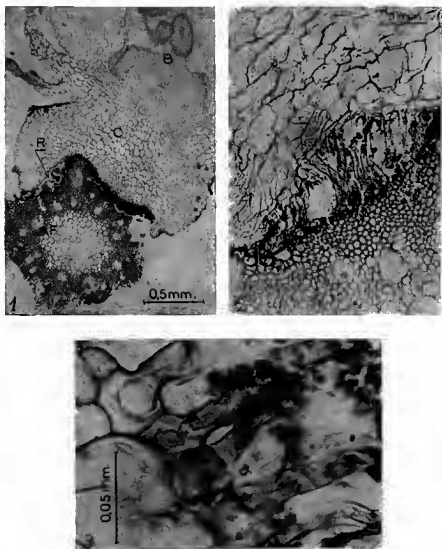
irrégulière des téguments séminaux. Des restes de ceux-ci peuvent persister sur la plantule, le plus souvent comme une coiffe recouvrant l'extrémité des cotylédons. Mais c'est parfois aussi la base de l'hypocotyle qui reste enfermée dans les enveloppes de la graine (Pl. 2, fig. 1, 2).

En même temps, l'hypocotyle s'élargit, sans s'allonger notablement, et les premiers rhizoïdes apparaissent (Pl. 2, fig. 3). Les rhizoïdes se présentent comme des poils absorbants et peuvent atteindre plusieurs millimètres de long. Ils sont formés par l'allongement de certaines cellules périphériques de l'hypocotyle, et vont assurer immédiatement la fixation de la jeune plantule. Effectivement les extrémités de ces rhizoïdes se renflent en ventouse et viennent se fixer solidement, soit sur des débris de téguments, soit sur le péricarpe. Certains de ces rhizoïdes sont même capables de s'insinuer entre les cellules du péricarpe. Cette fixation est très efficace : il est difficile de séparer la plantule de son support sans briser les rhizoïdes. Insistons encore sur le fait qu'à ce stade, il n'y a pas trace de racine : les cellules de l'hypocotyle restent parenchymateuses et ne montrent aucune différenciation.

Les deux ébauches foliaires, qui préexistent dans la graine, se développent également : elles donnent naissance à deux « préfeuilles » filiformes de quelques mm de long, en position croisée par rapport à celle des cotylédons (Pl. 2, fig. 4). Très vite, deux nouvelles feuilles apparaissent, en position croisée par rapport aux premières. Elle sont encore étroites, allongées, mais portent déjà latéralement un certain nombre d'émergences. La structure des feuilles se complique ainsi progressivement au fur et à mesure de leur apparition, jusqu'à réaliser la structure pennée définitive de la feuille adulte. Il ne se forme pas d'axe épicotylé, le bourgeon restant toujours situé au même niveau, au sommet du rhizome formé par le développement de l'hypocotyle.

La structure générale de la plante adulte se trouve ainsi déjà réalisée : un « rhizome » discoïde, assurant la fixation de la plante et portant directement les feuilles.

Le développement se poursuit encore pendant un certain temps selon le même schéma : apparition de feuilles nouvelles, et surtout, accroissement du rhizome formé à partir de l'axe hypocotylé, ce disque ne portant toujours que des rhizoïdes renforçant la fixation. Il est très probable qu'à ce stade, certaines plantules peuvent être entraînées par le courant et aller se fixer en aval dans le lit du cours d'eau. Mais un certain nombre continue à se développer sur la plante-mère. Le rhizome en effet augmente de diamètre et de volume, ce qui lui permet d'atteindre l'axe de l'inflorescence sur lequel il s'attache par de nouveaux rhizoïdes. Il se forme ainsi un coussinet parenchymateux qui arrive à entourer complètement cet axe. Les rhizoïdes se fixent à sa surface, s'insinuent entre les cellules. Mais cet axe étant mort, il semble qu'il n'y ait que des relations purement mécaniques entre ce support et la plantule. Celle-ci ne sera libérée que par destruction de la plante-mère (Pl. 3, fig. 1, 2, 3).



Pl. 3. — 1, fixation de la plantule sur l'axe de l'inflorescence (AF) (B : bourgeon terminal, C : cousinet (Hypocotyle), R : rhizoides); 2, détail de la fixation de la plantule par les rhizoides; 3, aspect des rhizoides.

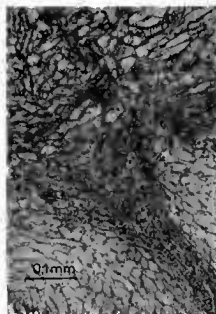
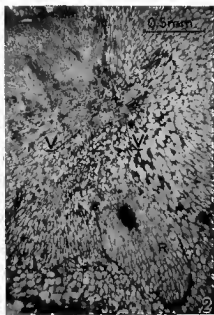
FORMATION DES RACINES

Jusqu'à-là, le rhizome ne présentait aucune différenciation, si ce n'est le massif méristématique foliaire, à son extrémité supérieure. Des différenciations nouvelles ne vont cependant pas tarder à se manifester, lorsque le rhizome aura atteint environ 3 à 4 mm de diamètre, et 2 à 3 mm d'épaisseur. Elles donneront naissance à de véritables racines. Celles-ci auront une origine endogène comme les racines secondaires typiques des Phanérogames.

Le rhizome est donc formé de grandes cellules à caractère parenchymateux avec, à sa partie supérieure, sous le bourgeon, un plateau de cellules plus petites. C'est dans cette zone qu'apparaissent des massifs méristématiques nouveaux qui vont se développer vers la périphérie en repoussant les cellules du rhizome pour former des racines qui finiront par émerger à l'extérieur (Pl. 4, fig. 1).

Ce plateau se comporte également comme un centre de différenciation vasculaire. On voit s'y former des groupes de cellules allongées, disposées grossièrement de façon radiale autour d'une zone centrale. Les parois de ces cellules comportent des éléments ligneux disposés en anneaux ou en spirales. Ces vaisseaux rudimentaires se dirigent, d'une part vers les feuilles les plus récentes, d'autre part vers les ébauches de racine. Ils sont accompagnés le plus souvent de cellules allongées dépourvues d'ornementations ligneuses (Pl. 4, fig. 2, 3).

On peut remarquer que les premières feuilles formées étaient dépourvues de toute vascularisation. Les suivantes ne comportent dans leur partie axiale que des files de cellules allongées banales. La différenciation ligneuse semble donc synchronisée avec l'apparition des racines. De plus, elle ne paraît intéresser que la base des feuilles, proche de la région de différenciation : en effet, plus haut, le système vasculaire est formé uniquement de cellules allongées, à parois cellulósiques, avec seulement, et très exceptionnellement, un anneau ligneux autour de certaines de ces cellules. Les choses se passent de façon semblable dans les racines. Les éléments vasculaires décrits plus haut et prenant naissance dans le plateau méristématique, pénètrent dans la racine mais disparaissent rapidement. Ils sont accompagnés de cellules allongées qui constituent une sorte de cylindre central. Celui-ci se retrouve sur toute la longueur de la racine. A la base de celle-ci, certaines de ces cellules présentent une membrane épaissie, sclérifiée. Mais plus loin, dans la jeune racine, le cylindre central est uniquement formé d'éléments cellulósiques. Dans les racines plus âgées, le cylindre comporte dans sa partie centrale un axe formé de cellules sclérifiées à parois épaisses. Cet axe est entouré d'un manchon de cellules allongées, cellulósiques, de petit diamètre et à parois minces. Mais ces cellules ne comportent pas d'ornementations ligneuses. Finalement, la racine émerge du rhizome; elle possède une coiffe volumineuse et présente une symétrie nettement dorso-ventrale : la partie inférieure, destinée à s'appliquer au support, est lisse. Comme dans le cas du rhizome, la fixation sera assurée par des rhizoïdes.



Pl. 4. — 1, différenciation des racines dans la plantule, coupe longitudinale; 2, — idem —, coupe transversale (B : bourgeon terminal, R : racine, V : ébauches vasculaires); 3, coupe transversale dans la zone de différenciation des ébauches vasculaires; 4, racine, coupe longitudinale.

La partie supérieure présente des émergences semblables à celles qui recouvrent les feuilles (Pl. 4, fig. 4).

L'extrémité de la racine, en arrière de la coiffe, est dépourvue de zone pilifère.

Notons enfin l'existence d'un mode de multiplication végétative, par des plantules qui se forment sur les racines, de la façon suivante : une excroissance se forme sur la partie latérale de la racine. Elle s'étend horizontalement pour former un rhizome appliqué sur le substrat, tout à fait semblable à celui qui se forme après la germination. Le bourgeon se différencie sur la face supérieure du rhizome, et le développement se poursuit comme celui des plantules nées de germinations.

CONCLUSION

La germination et le développement des plantules d'*H. plumosa* offrent donc un certain nombre de caractères remarquables :

— Développement important, en largeur du moins, de l'hypocotyle, sous la forme d'une sorte de rhizome.

— Apparition précoce de rhizoïdes qui serviront à la fixation de la plantule. Ces rhizoïdes se retrouvent sur les racines, mais celles-ci sont dépourvues de zone pilifère.

— Absence de racine principale, mais formation de racines secondaires d'origine endogène à partir du rhizome.

— Existence, dans le rhizome presque uniquement, d'ébauches de vaisseaux ligneux.

Malgré les différences systématiques mises en évidence entre les deux familles par BAUH et JÄGER ZÜRN, les analogies entre l'aspect des germinations des Hydrostachyacées et des Podostémonacées sont tout à fait remarquables. Il y a là une convergence de formes due sans doute au fait que ces plantes, qui vivent dans des eaux agitées, se trouvent dans l'obligation d'assurer très rapidement une fixation efficace de leurs plantules. Mais l'appareil végétatif des Hydrostachyacées est beaucoup plus homogène que celui Podostémonacées. Il comporte toujours un rhizome discoïde, formé à partie de l'hypocotyle et d'où naissent feuilles et racines. Comme nous l'avons dit, l'absence, chez les Hydrostachyacées, de la tache foncée, souligne peut-être leur position systématique éloignée de celles des Podostémonacées.

Une autre hypothèse a été avancée par SCHNELL et CUSSET pour expliquer la tache foncée des Podostémonacées : il pourrait s'agir d'une cellule apicale nécrosée, l'avortement de la racine se traduisant par le développement de poils absorbants (les « rhizoïdes ») à la base de la plantule.

L'absence de toute différenciation cellulaire dans le jeune rhizome des *Hydrostachys*, le fait que les racines sont dépourvues de zones pilifères, ne permet sans doute pas d'appliquer cette hypothèse aux plantules d'*Hydrostachys*. Les rhizoïdes, ceux des rhizomes et ceux des racines, n'auraient donc pas la valeur de véritables poils absorbants, mais d'organes essentiellement fixateurs résultant du mode de vie particulier de ces plantes.

Enfin, il serait intéressant d'étudier les raisons de l'absence de la racine principale, et le déterminisme de l'apparition des racines secondaires. Leur formation paraît liée, d'une part, à un certain état de développement des plantules, d'autre part, à la différenciation d'ébauches vasculaires dans le rhizome. Ce fait pourrait être rapproché d'une observation rapportée par CHAMPAGNAT (1961) sur l'existence éventuelle d'un facteur prenant naissance dans les vaisseaux du bois et coopérant avec l'auxine pour induire la rhizogénèse.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAMPAGNAT, F. — Différenciation. Formation des racines et des bourgeons. *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 14 : 838-871 (1961).
- DANDOUAU, A. — Catalogue alphabétique des noms malgaches des végétaux (1909).
- JÄGER-ZÖRN, I. — Zur Frage der systematischen Stellung der *Hydrostachyaceae* auf Grund ihrer Embryologie, Blüten und Infloreszenzmorphologie. *Österr. Bot. Z.* 112 : 621-639 (1965).
- MAGNUS, W. — Die atypische Embryonal entwicklung der Podostemaceen. *Flora* 105, 3 : 275-376 (1913).
- PERRIER DE LA BATHIE, H. — *Hydrostachyacées*. Flore de Madagascar et des Comores, Paris (1952).
- Les *Hydrostachys* de Madagascar. *Arch. Bot. Caen* 3 : 137-140 (1929).
- Histoire naturelle des *Hydrostachys* de Madagascar. Congrès des Sociétés Savantes 77 : 327-332 (1952).
- RAUH, W. et JÄGER-ZÖRN, I. — Le Problème de la position systématique des Hydrostachyocées. *Adansonia*, ser. 2, 6, 4 : 515-523 (1966).
- Zur Kenntniss der *Hydrostachyaceae* I. Teil. *Sitz. Ber. Heidelberger Akad. Wiss., math.-nat.-wiss. Kl.*, 1 Abh. (1966).
- SCHNELL, R. et CUSSET, G. — Remarques sur la structure des plantules de Podostémoneacées. *Adansonia*, ser. 2, 3, 3 : 358-369 (1963).
- WARMING, E. — *Podostemaceae*, in ENGLER et PRANTL. *Nat. Pfl.* III, 2a : 1-22 (1890).
- Note sur le genre *Hydrostachys*. *Bull. Acad. Roy. Dan. Sc.-Lettre. Copenhague, Oversigt* : 37-43 (1891).